Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, 1983,
section A, nº 2 : 469-489.

Taxonomie du genre *Glottidia* (Brachiopodes, Inarticulés)

par Christian C. Emig

Résumé. — Les grands traits de l'organisation du genre *Glottidia* sont brièvement résumés. Les caractères taxonomiques utilisés pour établir la diagnose des espèces sont essentiellement ceux qui sont retenus pour identifier les espèces du genre *Lingula* : disposition des muscles du corps ; morphologie des régions umbonales et disposition des septums de la valve ventrale ; forme générale des valves ; dominante de couleur des valves ; forme des deux canaux principaux antérieurs du manteau. Pour la première fois, une diagnose est établie pour chaque espèce du genre *Glottidia* (*G. albida*, *G. pyramidata*, *G. audebarti* et *G. palmeri*). Le genre *Glottidia* se distingue du genre voisin *Lingula* par la présence de septums dans la face interne des valves et de papilles du manteau ; bien que les muscles soient les mêmes dans les deux genres, la disposition diffère du fait de la présence des septums, et la forme générale de la coquille est plus allongée.

Abstract. — The main outlines of the organization of the genus *Glottidia* is briefly summarized. The used taxonomic characters to obtain a diagnosis of each species are most of those retained for species identification of the genus *Lingula* : disposition of the body muscles ; morphology of the umbonal regions of either valves and the disposition of the septums of the ventral valve ; general shape of the valves ; dominant color of the valves ; shape of the pair of principal anterior mantle canals. At first time, a diagnosis is given on each species of the genus *Glottidia* (*G. albida*, *G. pyramidata*, *G. audebarti*, *G. palmeri*). The genus *Glottidia* is distinguished from the closely related genus *Lingula* by septums in the inner side of the valves and by saclike extensions of the mantle ; although the body muscles are the same in both genus, the disposition, in regard to the presence of septums, varies in *Glottidia* and the general shape of the shell is more elongated.

C. C. Emig, *Station marine d'Endoume (LA/CNRS nº 41), rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille.*

Introduction

Les espèces actuelles du genre *Glottidia*, localisées au seul continent américain, n'ont, contrairement au genre voisin *Lingula*, fait l'objet que de très peu de travaux : à l'exception des descriptions d'espèces, tous ont été réalisés au cours des trente dernières années et concernent essentiellement l'écologie et le développement de deux espèces, *Glottidia albida* et *G. pyramidata*. C'est probablement la proche parenté des *Glottidia* et des *Lingula*, et le nombre de travaux et d'excellentes monographies sur les *Lingula* qui sont à l'origine de la carence de nos connaissances sur l'anatomie des *Glottidia* ; la seule étude fut réalisée par Morse (1902), ce qui justifie que l'on approfondisse l'anatomie comparée de ces deux genres.

Le genre *Glottidia* généralement cité comme étant apparu au Cenozoïque (cf. Moore,

1965) est, en fait, connu depuis le Silurien (Davidson, 1888 ; Klikushin, 1973 ; Pajaud, 1977 ; Emig *et al.*, 1978 ; Archbold, 1982) et son extension géographique était plus grande que celle qu'on lui connaît de nos jours puisqu'on retrouve des espèces fossiles en Europe et en Asie (cf. Pajaud, 1977).

Le genre *Glottidia*, qui se distingue du genre voisin *Lingula* par la présence de septums sur la face interne des valves (deux septums, obliques, dans la valve ventrale et un seul, médian, dans la valve dorsale) et de papilles sur les bords latéraux du manteau, est aussi caractérisé par une faible diversité. En revanche, la proche parenté avec le genre *Lingula* permet d'affirmer que ces caractères génériques des *Glottidia* marquent une évolution morphologique importante.

I. GRANDS TRAITS DE L'ORGANISATION

1. Écologie

Les *Glottidia* sont des suspensivores vivant dans des terriers implantés verticalement comme les Lingules (cf. Emig, 1982*a*) ; ces terriers mesurent de 10 à 30 cm selon Paine (1963).

Elles sont euryhalines (18 à 42 ‰, Paine, 1963) : en-dessous de 18 ‰, on constate une mortalité plus ou moins rapide des individus. Elles sont généralement inféodées à des milieux de salinité normale et possèdent des adaptations leur permettant de répondre à des conditions défavorables (réponse au stress osmotique, au manque d'oxygène : Paine, 1963). Ces adaptations, identiques à celles des Lingules, permettent aux *Glottidia* de remonter dans la zone intertidale, mais, en fait, ce genre vit plus profondément là où les conditions sont plus stables et les sédiments plus fins (Paine, 1970).

Glottidia pyramidata résiste aussi aux agressions dues à des phénomènes d'eaux rouges (par *Gymnodinium*). Simon et Dauer (1972, 1977) indiquent que, sur vingt-deux espèces benthiques, seules cinq subsistent encore après un tel phénomène. Leurs résultats concernant *G. pyramidata* font mention d'une chute de densité de 67 individus par m² à 10 par m² un mois après le phénomène, alors que cette densité deux ans après est de 1 332 par m² en juillet, mois qui correspond à un fort recrutement après la période de reproduction.

Les *Glottidia* sont inféodées à des sables fins bien classés, qui ont une granulométrie plus fine que les biotopes à Lingules (Paine, 1963, 1970 ; Jones et Barnard, 1963). Pour *G. pyramidata*, les particules se situent entre 125 et 250 µm, et ne sont jamais inférieures à 62 µm. Des interprétations relatives aux préférences et aux limites granulométriques des *Glottidia* ont été proposées par Paine (1970), Thayer et Steele-Petrovic (1975), Emig (1981). Culter (1979) a démontré expérimentalement que, dans les sédiments dont les particules ont un diamètre de 2 mm, l'animal ne peut s'enfouir. Le sable peut être consolidé par des *Diplanthera* (Paine, 1963, 1970) et la fraction fine ne dépasse pas 10 % (Culter, 1979). Cette espèce ne se trouve jamais dans les sédiments d'origine purement calcaire (Paine, 1963). Enfin, Jones et Barnard (1963) indiquent que *G. albida* vit préférentiellement dans des sables fins bien classés, dont la taille des particules varie de 32 à 100 µm

et plus précisément de 40 à 64 µm, la fraction sableuse représentant toujours au moins 80 % du sédiment.

Les Lingulidés sont les seuls Brachiopodes fouisseurs ayant une vie endobionte. Chez *G. pyramidata*, Paine (1963), Thayer et Steele-Petrovic (1975) décrivent le processus de fouissage par des mouvements de la coquille qui s'enfouit d'abord, le pédoncule n'ayant aucun rôle dans ce mécanisme. Ces mouvements sont aidés par ceux, indépendants, des soies. Selon Thayer et Steele-Petrovic (1975), l'animal décrit un U dans les sédiments pour reprendre la position normale. Il faut souligner que de tels processus n'ont pu être mis en évidence chez les *Lingula* (cf. Emig, 1981 ; 1982*a*). La vitesse de déplacement est estimée à 2,7 cm/heure et l'enfouissement prend environ une heure (Paine, 1963 ; Thayer et Steele-Petrovic, 1975). D'après ces auteurs, cette lenteur montre que *Glottidia* n'est pas adaptée à vivre dans des milieux perturbés. *G. pyramidata* est aussi capable de compenser une rapide sédimentation ; les expériences faites par les auteurs précédents montrent que l'animal, après que la surface du sédiment a été relevée de 10 à 11 cm, réapparaît à la surface en 8 à 13 heures ; si la couche atteint 20 cm, il mettra 60 heures et, pour 30 cm, 3 jours.

La répartition bathymétrique des *Glottidia* s'étend depuis la zone intertidale jusqu'à 477 m : *G. albida* de la zone intertidale à 477 m, mais préférentiellement, selon Jones et Barnard (1963), de 15 à 80 m avec une densité maximale vers 34 m ; *G. pyramidata* de la zone intertidale à 73 m et préférentiellement de quelques mètres à environ 15 m ; *G. palmeri* et *G. audebarti* de la zone intertidale à quelques mètres ; enfin, *G. semen* a été récoltée à 31 m (cf. Plaziat *et al.*, 1978).

L'un des facteurs importants limitant la distribution des *Glottidia* est la température, dont la limite inférieure se situe entre 10 et 12°C (Mattox, 1955 ; Paine, 1963 ; Jones et Barnard, 1963 ; Culter, 1979). Paine (1963) note que, sous cette limite, les animaux ne répondent plus aux stimulis.

Les biotopes dans lesquels des *Glottidia* ont été récoltés sont pour *G. albida*, selon Jones et Barnard (1963), les communautés à *Listrolobus*, à *Amphioda*, à *Nothria*, à *Tellina*, à *Amphioplus* (c'est dans cette dernière que *G. albida* présente une densité maximale : plus de 500 individus par m²) ; pour *G. pyramidata*, selon Dörjes (1972), la communauté à *Moira-atrops* et, en Floride (Paine, 1963), elle est souvent accompagnée dans l'étage infralittoral par le Phoronidien *Phoronis psammophila* qui vit dans la biocœnose des sables fins bien calibrés ; la densité peut dépasser 5 000 individus par m² en juillet et août (Culter, 1979).

Les prédateurs connus des *Glottidia* sont des mollusques Naticidés et Muricidés, des poissons, des oiseaux symphémies *Catoptrophurus semipalmatus* (cf. Paine, 1962, 1963) et *Symphurus plagiusa* (cf. Cooper, 1973), l'étoile de mer *Luidia*, des raies (*Dosyotis sabina*) et des crabes (*Menippe mercenaria*) (cf. Culter, 1979).

2. Distribution géographique

Le genre *Glottidia* n'est plus représenté que le long des côtes américaines. La répartition des espèces est donnée sur la figure 1. Le nom de la localité-type de chaque espèce est imprimé en caractères gras.

a — *Glottidia albida :* 1, Monterey à San Diego (Dall, 1870, 1921 ; Davidson, 1888 ; Mattox, 1955 ; Hartman, 1955, 1956 ; Jones et Barnard, 1963 ; Paine, 1970 ; Emig) ; 2, San Bartolome (Emig) ; 3, **Magdalena Baja** (Hinds, 1844 ; Sowerby, 1846 ; Davidson, 1888) ; 4, Conception Baja (Emig).

b — *Glottidia palmeri :* 1, San Pedro, San Diego (Dall, 1921) ; 4, Conception Baja (Dall, 1921) ; 5, San Felipe (Emig) ; **golfe de Californie** (près de l'embouchure de Colorado River) (Dall, 1871, 1921 ; Davidson, 1888).

c — *Glottidia audebarti :* 7, Guaymas (Emig) : 8, Topolobampo (Dall, 1921 ; Emig) ; 9, Fort Amador (Emig) ; 11, **Guayaquil** (Broderip, 1835 ; Sowerby, 1846 ; Dall, 1870 ; Davidson, 1888 ; Dall, 1921).

d — *Glottidia semen :* 10, **Ile La Plata** (Broderip, 1835 ; Davidson, 1888).

e — *Glottidia pyramidata :* 12, Hampton, Fort Wool (Paine, 1963 ; Emig) ; 13, **Beaufort**, Fort Macon, Bogue (Stimpson, 1860 ; Morse, 1873, 1902 ; Dall, 1921 ; Emig) ; Newberne à Port Royal (Dall, 1870) ; 14, Wilmington (Emig) ; 15, Charleston (Paine, 1963) ; Port Royal (Dall, 1870) ; 16, Sapelo Island (Dörjes, 1972) ; 17, Jacksonville, St-Augustine (Paine, 1963 ; Emig) ; 18, Fort Pierce (Emig) ; 19, Miami à Pensacola (Dall, 1921 ; Paine, 1962, 1963, 1970 ; Cooper, 1954, 1973 ; Simon et Dauer, 1972, 1977 ; Hall et Saloman, 1975 ; Mackay et Hewitt, 1978 ; Culter, 1979 ; Emig) ; 20, Grand Isle (Paine, 1970) ; 21, Martinique (Reeve, 1859 ; Dall, 1873, 1921 ; Davidson, 1888).

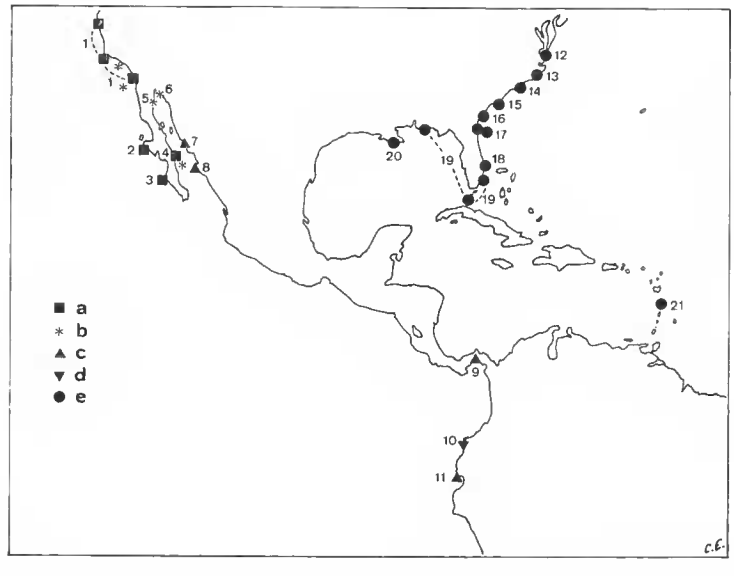

Fig. 1. — Répartition géographique des espèces du genre *Glottidia* : a, *G. albida* ; b, *G. palmeri* ; c, *G. audebarti* ; d, *G. semen* ; e, *G. pyramidata* (localisations : voir dans le texte).

3 Anatomie des *Glottidia*

Nous résumerons ci-dessous les principales connaissances sur l'anatomie du genre *Glottidia* en soulignant que bien des points sont semblables avec le genre *Lingula* (cf. Emig, 1982*b*).

a) Coquille

La coquille des *Glottidia* est formée de deux valves inarticulées, maintenues par des muscles : une valve ventrale (ou valve pédonculaire) et une valve dorsale (ou valve brachiale). Leur disposition est gastrothyride, c'est-à-dire que seule la valve ventrale possède un sillon pédonculaire, comme chez les *Lingula*. En revanche, la forme générale des valves est plus allongée chez les *Glottidia*, allant depuis un aspect linguliforme pour *G. albida*, environ 2,5 fois plus longue que large, jusqu'à une forme triangulaire très allongée chez *G. palmeri*, environ 3 fois plus longue que large (tabl. I ; fig. 6 à 9). Le rapport l/L n'est utilisé ici que pour démontrer une modification de forme des coquilles entre les genres *Lingula* (cf. Chuang, 1962 ; Hammond et Kenchington, 1978 ; Emig, 1982*b*) et *Glottidia*, car ce rapport n'a aucune valeur taxonomique (Emig, 1982*b*).

Tableau I. — Rapport largeur (l) sur longueur (L) de valves ventrales des espèces du genre *Glottidia*.

Espèces	Nbre individus examinés	l/L	Moyenne	L valves (en mm)
G. albida	10	0,38-0,42	0,39	20-24
G. pyramidata	13	0,37-0,44	0,40	18-26
G. audebarti	2	0,32 et 0,38		27-29
G. palmeri	3	0,32-0,33		46-49

Les valves des *Glottidia* présentent des septums internes qui sont utilisés comme critère générique : deux septums obliques dans la valve ventrale qui s'étendent sur 30 à 44 % de la longueur de la valve, ces septums étant selon les espèces rectilignes ou incurvés (fig. 4, 6d, 7d, 8b, 9d ; tabl. II) ; un septum médian rectiligne dans la valve dorsale sur 25 à 37 % de la longueur de la valve (tabl. II) et se poursuivant antérieurement par une ligne médiane jusqu'à un léger renflement au niveau de l'attache des muscles obliques antérieurs (fig. 6d, 7d, 8b, 9d).

Tableau II. — Mesures des septums (en %) par rapport à la longueur des valves.

Espèces	Nbre individus examinés	Valve dorsale (moyenne)	Valve ventrale (moyenne)
G. albida	10	24-29 (26,4)	29-41 (35,8)
G. pyramidata	13	25-30 (27,4)	30-38 (33,5)
G. audebarti	1	29	39
G. palmeri	1	37	44

D'après les résultats de Culter (1979), la croissance de *G. pyramidata*, après un mois, est relativement constante jusqu'à 10 mois où elle atteint un plateau. Il faut souligner que la durée de vie de cette espèce est de l'ordre de 12 à 14 mois, certains grands individus pouvant atteindre 20 mois (Morse, 1873 ; Paine, 1963 ; Culter, 1979).

Les régions umbonales des *Glottidia* sont caractéristiques pour chaque espèce : elles ont, à l'exception de *G. albida*, un profil plutôt rectiligne (fig. 4), alors que, dans le genre *Lingula*, ce profil est toujours plus ou moins concave.

b) *Manteau*

Comme chez les Lingules, le manteau des *Glottidia* recouvre environ le tiers antérieur de la face interne des valves en délimitant la cavité palléale dans laquelle s'étale le lophophore (à enroulement spirolophe). La présence, de chaque côté du manteau, de nombreuses papilles en doigts de gant (fig. 2) fut signalée pour la première fois par Morse (1870) ; celles-ci sont considérées, à juste titre, comme un caractère générique par Morse (1902), qui les nomma « gill ampullae » ; elles sont absentes chez les *Lingula*. D'après cet auteur, il s'agit d'une adaptation unique chez les *Glottidia* : le sang circulant dans ces diverticules, ils jouent un rôle important dans la respiration, mais probablement aussi dans l'absorption de substances dissoutes, en accroissant la surface du manteau.

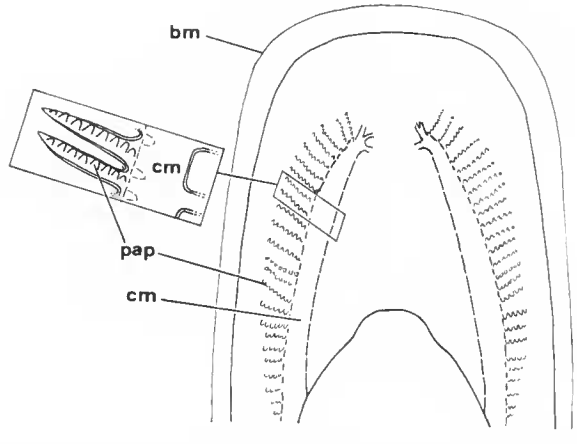

Fig. 2. — Répartition des rangées de papilles (pap) du manteau (face interne) chez les *Glottidia*, lophophore non représenté. En détail, la disposition en liaison avec les canaux principaux antérieurs du manteau (cm) ; bm : bord du manteau. Absentes chez de jeunes individus, ces papilles se développent rapidement avec l'âge, en nombre et en taille.

La morphologie du bord du manteau chez les Lingulidés est plus complexe que chez les autres Brachiopodes, mais la forme bilobée du manteau, accentuée par l'implantation des follicules des soies, ressemble à celle des Articulés (Williams, 1977). Selon Williams et MacKay (1979), la succession du périostracum et de la microstructure du bord du manteau ne diffère qu'en détail entre les genres *Lingula* et *Glottidia*. Chez les *Glottidia*, la grande

longueur du lobe externe du manteau est probablement en relation avec les fonctions des soies (Chuang, 1956 ; Williams, 1977).

Les soies interviennent directement dans le mécanisme de fouissage, grâce à leur triple musculature (Thayer et Steele-Petrovic, 1975). Néanmoins, contrairement à l'opinion émise par ces auteurs, le contour antérieur des soies, semblable à celui des *Lingula* (cf. Emig, 1982*b*), correspond non pas aux besoins du fouissage, mais à la formation des trois pseudo-siphons caractéristiques, comme dans le genre *Lingula* (cf. Emig, 1981, 1982*a*, 1982*b*). Le diamètre des soies (15 à 60 µm) et l'espace entre elles (15 à 30 µm), comparés à ceux des autres Brachiopodes, sont la conséquence d'une adaptation à la vie endobionte (Thayer et Steele-Petrovic, 1975).

c) *Lophophore*

Comme chez les Lingules, le lophophore possède un enroulement spirolophe ; sa disposition et ses fonctions dans l'induction des courants, dans la capture des aliments et dans la respiration, sont semblables à celles qui ont été décrites dans le genre *Lingula* (cf. Emig, 1982*b*).

d) *Tube digestif*

Selon Morse (1902), le tractus digestif est semblable à celui des Lingules. L'étude de contenus stomacaux par Paine (1963) chez *Glottidia pyramidata* a permis de déterminer que l'animal n'ingère que des particules dont le diamètre est inférieur à 125 µm : grains de sable, débris et matériel animal et végétal divers, *Coscinodiscus*, veligers de gastéropodes, nauplius, et même des œufs de *Glottidia*.

e) *Gonades et reproduction*

Les *Glottidia* sont dioïques, encore que Beyer (1886) et Culter (1979) signalent la possibilité d'individus hermaphrodites chez *G. pyramidata*. La fécondation est externe. Le rapport mâle/femelle est d'environ 1/1 (Paine, 1963 ; Culter, 1979). Chez *G. pyramidata*, les ovaires de couleur jaune ont un aspect granuleux, tandis que les testicules ont une coloration blanchâtre, devenant jaune orangé chez des individus âgés (Paine, 1963).

La période de reproduction est fonction de la localisation géographique ; elle débute lorsque la température des eaux atteint environ 22°C (Paine, 1963 ; Culter, 1979). Selon ces deux auteurs, cette période, en Floride, s'étend sur 9 mois (à partir du mois d'avril, avec un maximum en juillet-août), alors qu'en Virginie elle est très courte (Brooks, 1878).

Des observations sur le développement larvaire ont été faites par Mc Crady (1860), Brooks (1879), Morse (1902), et Paine (1963).

L'enfouissement dans le sédiment est possible pour une larve possédant 9 paires de cirri et une coquille d'environ 0,9 mm (Paine, 1963 ; Culter, 1979).

Un individu est mature à 6 mois environ, ce qui, comparé au genre *Lingula*, correspond à une très nette réduction de l'âge de maturité, lié à la stratégie de reproduction (Culter, 1979) qui s'avère différente de celle des Lingules.

Paine (1962, 1963) a signalé la présence de métacercaires de Gymnophallinae autour des néphrostomes et dans les gonades qui peuvent être réduites ou détruites en cas de fortes infestations, avec des attaques secondaires des glandes digestives et des sinus du manteau. L'infestation peut atteindre de 60 à 90 % des individus d'une population, sur-

tout à la fin de l'été et en automne. En revanche, Culter (1979) n'a découvert aucune *Glottidia* infestée.

f) *Musculature*

Les mouvements des valves mis en œuvre pour le fouissage sont animés par les muscles du corps. Selon Thayer et Steele-Petrovic (1975), ces mouvements sont de quatre types : cisaillement, rotation, glissement et ouverture (les trois premiers étant faits par les muscles obliques). En revanche, l'ouverture des valves est obtenue, comme pour le genre *Lingula*, grâce aux muscles latéraux longitudinaux et la fermeture des valves par les muscles adducteurs (Emig, 1982*a*, 1982*b*) (fig. 3).

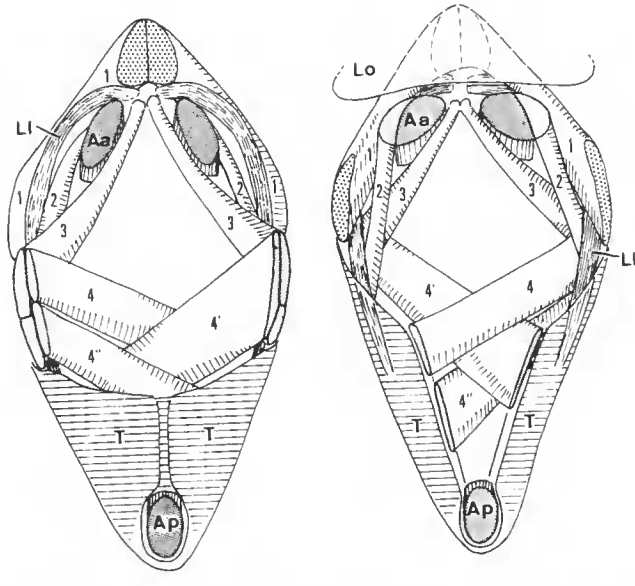

Fig. 3. — Disposition de la musculature du corps chez les *Glottidia* (exemple : *G. albida*), faces dorsale et ventrale. Terminologie des muscles d'après Emig (1982*b*) : Aa : adducteur antérieur ; Ap : adducteur postérieur ; Ll : latéral longitudinal ; T : transversaux de la paroi du corps. 1, oblique antérieur ; 2, oblique latéral antérieur ; 3, oblique latéral médian ; 4, oblique interne antérieur ; 4′, oblique interne médian ; 4″, oblique interne postérieur.

Lors des mouvements du fouissage, l'ouverture des valves peut atteindre un angle de 11°, alors qu'en position normale dans le terrier, cet angle n'est que de 6° (Paine, 1963 ; Thayer et Steele-Petrovic, 1975 ; Emig, 1982*a*).

La disposition des muscles actionnant les valves (fig. 3) est semblable à celle qui a été décrite chez les Lingules, contrairement aux observations de Morse (1902) ; aussi userons-nous de la terminologie proposée par Emig (1982*b*). En revanche, les *Glottidia* utilisent les septums obliques de la valve ventrale pour l'ancrage des muscles obliques internes et les septums des deux valves pour l'insertion de la ligne périmyale et de la couche

de muscles transversaux de la paroi postérieure du corps (fig. 3 à 5). L'ancrage des muscles adducteurs postérieurs s'effectue sur un renflement couvrant les septums (fig. 4).

La disposition des muscles dans les genres *Glottidia* et *Lingula* fera l'objet d'une étude comparative.

g) *Pédoncule.*

L'anatomie du pédoncule des *Glottidia* est semblable à celle des Lingules (MacKay et Hewitt, 1978 ; Emig, 1982*b*). Si nécessaire, les Lingules autotomisent leur pédoncule en entier (Emig, 1981), tandis que les *Glottidia* peuvent faire dégénérer uniquement le renflement postérieur du pédoncule (Thayer et Steele-Petrovic, 1975).

Le rôle du pédoncule est double : assurer l'ancrage de l'animal au fond du terrier ; permettre les mouvements verticaux de l'animal dans son terrier (Emig, 1982*a*, 1982*b*). Rappelons que le pédoncule ne joue aucun rôle dans le fouissage.

II. CARACTÈRES TAXONOMIQUES

Les descriptions et identifications des espèces actuelles du genre *Glottidia* ont été jusqu'à présent établies sur les caractères des coquilles, ce qui ne permet pas d'identifier avec certitude une espèce. Aussi, définirons-nous chaque espèce sur la base des critères utilisés pour les espèces du genre *Lingula* par Emig (1982*b*). Ces critères sont brièvement décrits ci-dessous.

1. Coquille

a) *Forme des valves*

En prenant en considération les valves d'individus dont la coquille mesure au moins 1,5 cm de long, la forme générale présente une relative constance, ce qui permet de l'utiliser comme caractère complémentaire, sans lui accorder une valeur spécifique (fig. 6 à 9).

b) *Coloration*

Chaque espèce de *Glottidia* présente une coloration dominante qui peut être utilisée comme caractère complémentaire.

c) *Régions umbonales*

Les régions umbonales de chaque espèce possèdent une morphologie spécifique : les faces interne et externe pour chaque valve, ainsi que le profil latéral pour chaque bec (fig. 4).

d) *Septums*

La longueur des septums dans les deux valves par rapport à la longueur de la coquille est variable (tabl. 11). Mais la disposition des septums obliques de la valve ventrale

change selon les espèces (fig. 4). La présence de ces septums entraîne une modification de l'arrangement des muscles et de la ligne périmyale par rapport aux espèces du genre *Lingula*.

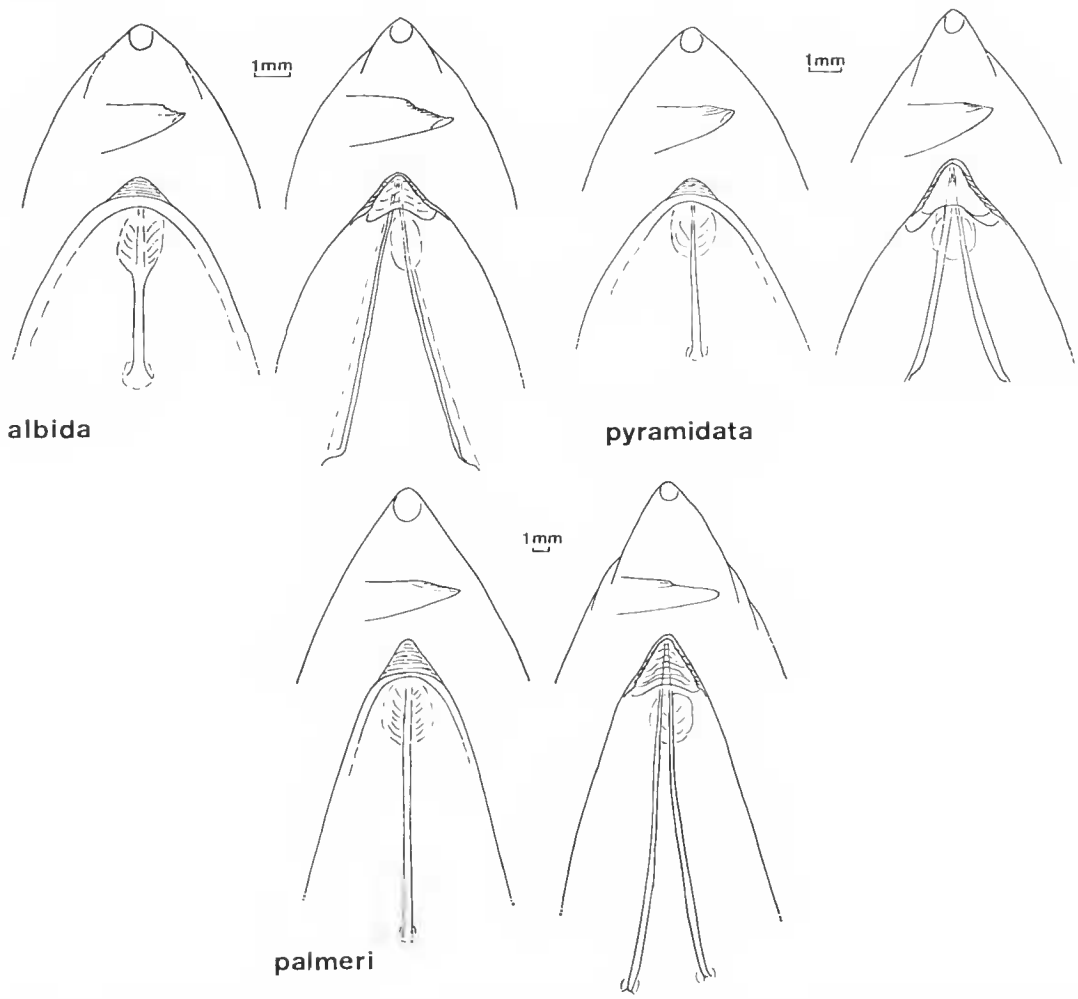

Fig. 4. — Représentation des régions umbonales (*à gauche* : dorsal ; *à droite* : ventral) (vues externe, interne et profil latéral) et de la disposition des septums.

2. Corps de l'animal

a) *Disposition des muscles*

L'arrangement des muscles peut être considéré comme le meilleur critère pour identifier une espèce. Sur la figure 5, nous avons représenté d'une part les variations des contours

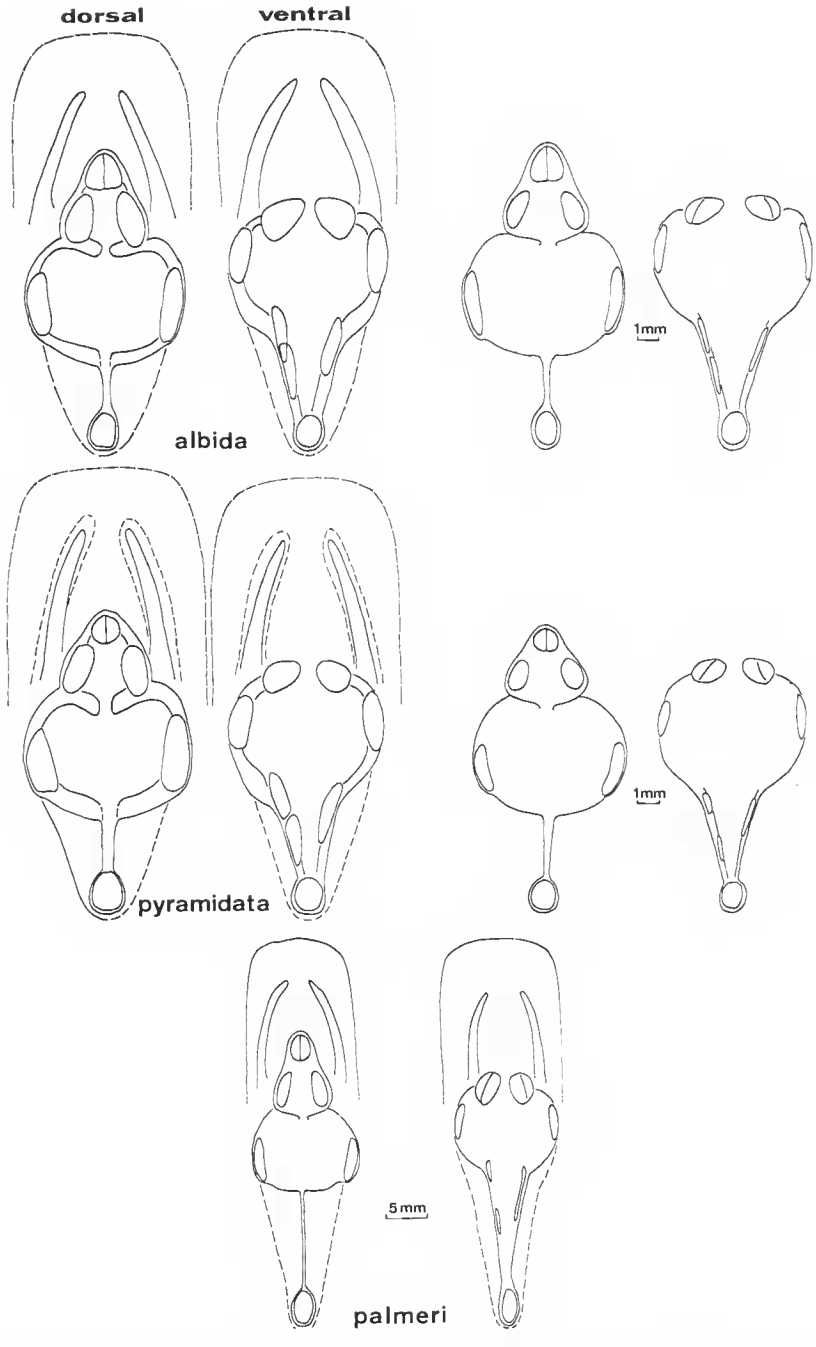

Fig. 5. — Variations dans la disposition des museles du corps et de la ligne périmyale, et disposition des canaux antérieurs du manteau. Afin de permettre une bonne comparaison, tous les schémas ont été ramenés à la même échelle. Pour *G. albida* et *G. pyramidata*, nous représentons aussi un seul exemplaire.

des muscles et de la ligne périmyale (échantillonnage : 10 individus pour *G. albida* ; 13 pour *G. pyramidata* ; 1 pour *G. palmeri*) et d'autre part la disposition des muscles pour un individu type pour chaque espèce (fig. 5, 6c, 7b, 9b). En revanche, n'ayant eu que des individus secs pour *G. audebarti*, il fut impossible de fournir une représentation (voir fig. 8b).

b) *Canaux principaux antérieurs du manteau*

La disposition et la forme de ces canaux sont constantes pour une espèce, ce qui permet, par ce caractère, de compléter le précédent (fig. 5, 8b).

c) *Coloration palléale*

Aucun des individus examinés ne présentait de coloration palléale.

3. **Pédoncule**

La coloration du pédoncule des différentes espèces de *Glottidia* est assez semblable et elle ne permet guère de servir de caractère complémentaire, comme cela est possible dans le genre *Lingula*.

III. SYSTÉMATIQUE

Considérant les Lophophorates comme un embranchement (Emig, 1977), les Brachiopodes prennent le rang de classe et les Inarticulés de sous-classe. Ces modifications faites, nous utilisons la classification établie dans le « Treatise on Invertebrate Paleontology » (Moore, 1965).

Sous-classe INARTICULATA Huxley, 1869

Ordre *LINGULIDA* Waagen, 1885

Super-famille Lingulacea Menke, 1828

Famille Lingulidae Menke, 1828

Genre **GLOTTIDIA** Dall, 1870

Ce genre se distingue du genre *Lingula* par la présence de septums dans la face interne des valves et de papilles dans le manteau. Il faut aussi souligner que les *Glottidia* ont une coquille de forme plus allongée que celle des *Lingula*.

Espèces : *G. albida* (Hinds, 1844) ; *G. pyramidata* (Stimpson, 1860) ; *G. audebarti* (Broderip, 1835) ; *G. palmeri* Dall, 1871 ; ? *G. semen* (Broderip, 1835).

1. **Glottidia albida** (Hinds, 1844)

Lingula albida Hinds, 1844 : 71 ; Reeve, 1859, pl. 1, fig. 4 ; Sowerby, 1846 : 393.
Glottidia albida Dall, 1870 : 157 ; Dall, 1873 : 204 ; Davidson, 1888 : 221 ; Dall, 1921 : 267 ; Kanakoff et Emerson, 1960 : 18 ; Hertlein et Grant, 1960 : 89.

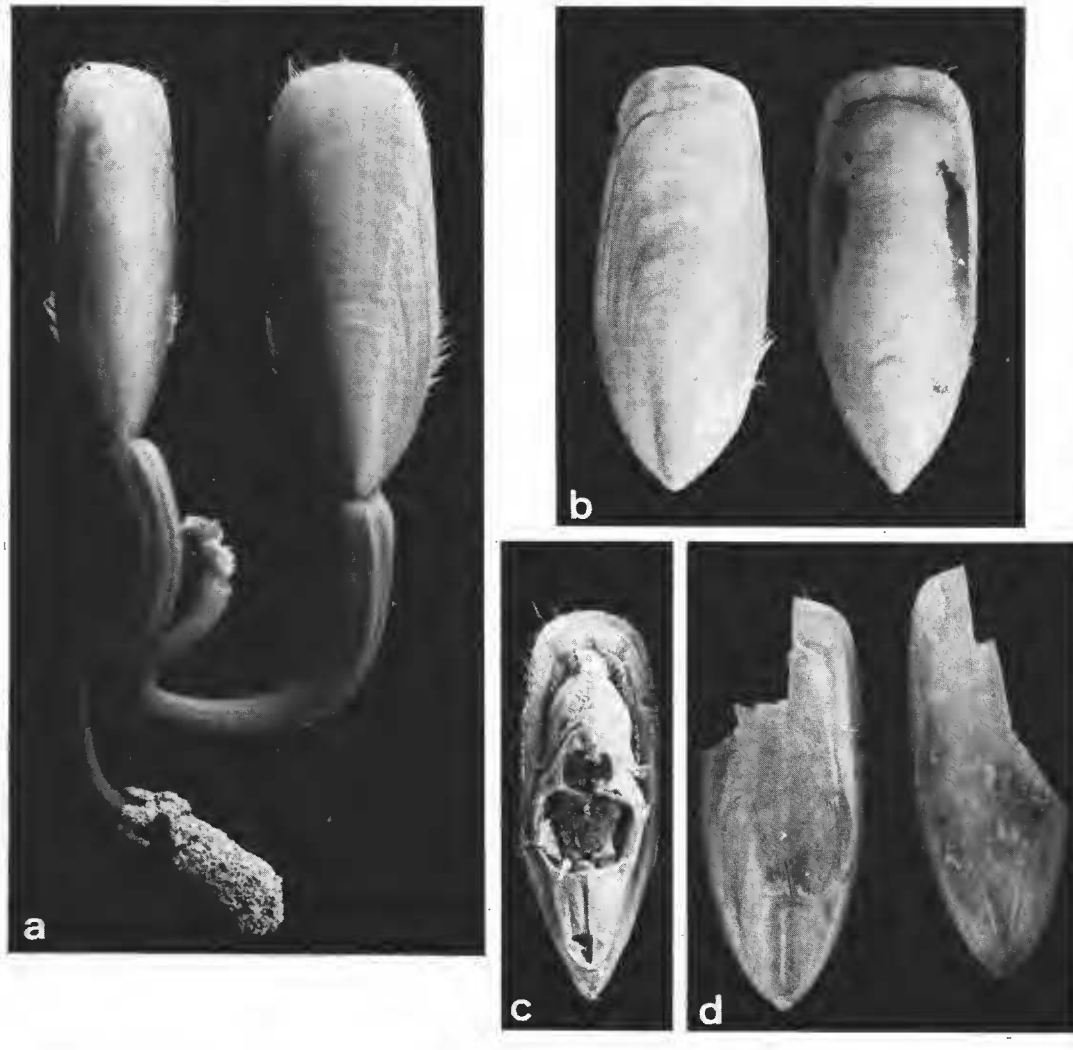

Fig. 6. — *Glottidia albida* : a, deux individus entiers (× 2,8) ; b, valves dorsale et ventrale (× 2,6) ; c, vue de la face dorsale du corps (× 2,3) ; d, vues de la face interne des valves dorsale et ventrale, montrant la disposition des septums (× 2,6).

Matériel examiné : *USA Californie :* New Port Bay (USNM 549770, 550632), San Pedro (USNM 184654, 253011, 111040, 549927, 550626, 549859), San Diego (USNM 56747, 550631, 19416, 568625), Catalina Island (USNM 111039), Los Angeles (USNM 216713, 57374) ; Estate Sadie (sland (USNM 193756). — *Mexique Basse Californie :* (USNM 267189) ; San Bartolome Baja IUSNM 554447) ; Conception Baja (USNM 267374).

Diagnose (fig. 3 à 6)

Coquille : De forme oblongue allongée ; bords latéraux arrondis à subparallèles ; bord frontal légèrement arrondi ; stries d'accroissement peu marquées. Coloration blanchâtre opalinescente, avec des bords latéraux beiges à brunâtres ; quelques stries d'accroissement sont généralement soulignées par un liséré beige. Souvent les régions umbonales externes ont une couleur jaunâtre. Les faces internes de ces régions, surtout de la valve ventrale, ont une couleur brun rougeâtre. Régions umbonales pointues : valve dorsale à bec pointu avec profil légèrement concave ; valve ventrale à sillon pédonculaire marqué par des stries d'accroissement, à profil légèrement concave et non continu avec la face interne de la valve. Septums de la valve ventrale obliques rectilignes.

Disposition des muscles et des canaux : L'arrangement des muscles est de forme élargie. Sur la face dorsale, la ligne périmyale postérieure de la face dorsale est légèrement arrondie avant son insertion sur le septum médian ; les deux muscles obliques antérieurs ont une forme triangulaire. Sur la face ventrale, les muscles obliques internes antérieur et postérieur sont juxtaposés et allongés ; le muscle adducteur postérieur vient s'insérer sur le septum droit. Les deux canaux antérieurs principaux de la face dorsale sont obliques rectilignes et ceux de la face ventrale sont obliques convexes.

Pédoncule de couleur chair à beige.

2. **Glottidia pyramidata** (Stimpson, 1860)

Lingula pyramidata Stimpson, 1860 : 444 ; Brooks, 1878 : 35.
Glottidia pyramidata Dall, 1870 : 158 ; Dall, 1873 : 204 ; Beyer, 1886 : 227-265 ; Davidson, 1888 : 223 (ex parte ; pl. 28, fig. 10, 11 seulement) ; Morse, 1873 : 315 ; Morse, 1902 : 316 ; Dall, 1921 : 268 ; Hertlein et Grant, 1944 : 19 ; Paine, 1963 : 187 ; Cooper, 1973 : 4 ; Cooper, 1954 : 363 ; Paine, 1970 : 21 ; Culter, 1979 : 1-53.
Lingula antillarum Reeve, 1859, pl. 2, fig. 8 ; Morse, 1902 : 316 ; Dall, 1873 : 204 ; Dall, 1921 : 268.

Matériel examiné : *USA : Floride :* Tampa Bay (USNM 266579, 549801, 549771, 549772, 549773 ; collection personnelle) ; Stump pass (USNM 549774) ; Charlotte Harbor (USNM 296574) ; Sarasota (USNM 549718) ; St-Teresa (USNM 258376). — *Caroline du Nord :* Bogue Beach (USNM 549767). — *Virginie :* Hampton (USNM 549764).

Ont également été examinés des exemplaires de Beaufort et Fort Macon (Caroline du nord), des individus récoltés au large de la Caroline du Sud (Wilmington, 25-30 m) et de la Floride (St. Augustine et Jacksonville, 25-53 m ; au sud de Marquesas Keys, 70 m).

Dall (1921) a souligné l'extraordinaire confusion par Davidson (1888) de deux espèces bien distinctes, *G. pyramidata* et *G. audebarti.*

G. antillarum fut déjà mise en synonymie avec *G. pyramidata* par Morse (1902) et Dall (1921) ; nous maintenons cette synonymie.

Diagnose (fig. 4, 5, 7)

Coquille : De forme ovalaire, allongée ; bords latéraux subparallèles ; bord frontal droit à légèrement arrondi ; stries d'accroissement peu marquées. Coloration blanc verdâtre avec les bords

Fig. 7. — *Glottidia pyramidata* : a, deux individus entiers dont un sans pédoncule (× 2,6) ; b, faces ventrale et dorsale du corps montrant la disposition de la musculature (× 2,7) ; c, face externe des valves dorsale et ventrale (× 2,7) ; d, face interne des valves ventrale et dorsale, montrant la disposition des septums (× 2,7).

latéraux de couleur ocrée. Régions umbonales pointues : valve dorsale avec un bec pointu à profil rectiligne ; valve ventrale à sillon pédonculaire continu avec la face interne de la valve, bec à profil rectiligne. Septums de la valve ventrale obliques, s'évasant légèrement antérieurement.

Disposition des muscles et des canaux : L'arrangement des muscles est de forme élargie. La ligne périmyale postérieure de la face dorsale, arrondie avant son insertion sur le septum médian, et les deux muscles obliques antérieurs ont une forme circulaire. Sur la face ventrale, les muscles obliques internes antérieur et postérieur sont bien séparés et ont une insertion courte ; le muscle adducteur postérieur s'insère sur deux septums, parfois sur le septum droit seulement. Les deux canaux antérieurs principaux sont obliques, légèrement convexes.

Pédoncule de couleur blanche à chair.

3. **Glottidia audebarti** (Broderip, 1835)

Lingula audebarti : Broderip, 1835 : 143 ; Sowerby, 1846 : 338 ; Reeve, 1859, pl. 1, fig. 5.
Lingula audebarti : Deshayes, *in* Lamarck, 1836 : 390.
Glottidia audebarti : Dall, 1870 : 159 ; Davidson, 1888 : 223 ; Dall, 1921 : 268 ; Hertlein, 1966 : 265.

Matériel examiné : *Mexique :* Topolobampo (USNM 107768) ; Guaymas (USNM 549890). *Panama :* Fort Amador.

Nota : Tous les exemplaires étaient des individus séchés, nous n'avons pu observer des animaux conservés dans un fixateur.

Comme l'ont déjà corrigé Davidson (1888) et Dall (1921), cette espèce fut dédiée au baron d'Audebart de Ferussac, c'est donc bien *G. audebarti* qu'il faut écrire.

Diagnose (fig. 8)

Coquille : De forme allongée ; bords latéraux subparallèles à parallèles ; bord antérieur légèrement arrondi ; stries d'accroissement peu marquées. Coloration blanchâtre sur la moitié postérieure de la coquille et vert turquoise sur la moitié antérieure avec deux pointes médianes se prolongeant postérieurement presque jusqu'aux régions umbonales ; certaines stries d'accroissement sont soulignées par un liséré blanc ou vert foncé, les bords latéraux sont colorés de beige à brun. Régions umbonales ressemblant fortement à celles de *G. palmeri*. Septums de la valve ventrale obliques et rectilignes.

Disposition des muscles et des canaux : Seul l'arrangement des muscles de la face ventrale a été observé ; il est semblable à celui de *G. palmeri*. Les canaux antérieurs principaux sont légèrement obliques et rectilignes.

Pédoncule absent.

4. **Glottidia palmeri** Dall, 1871

Glottidia (? *albida*, var.) *palmeri :* Dall, 1871 : 77.
Glottidia palmeri : Dall, 1873 : 204 ; Davidson, 1888 : 222.

Matériel examiné : *Mexique :* Golfe de Californie, San Felipe (California Academy of Sciences n° 33281).

Il est intéressant de noter que Davidson (1888) considère l'espèce fossile du Silurien inférieur, *Glottidia lesneuri* Davidson, comme très proche de *G. palmeri*. D'autre part,

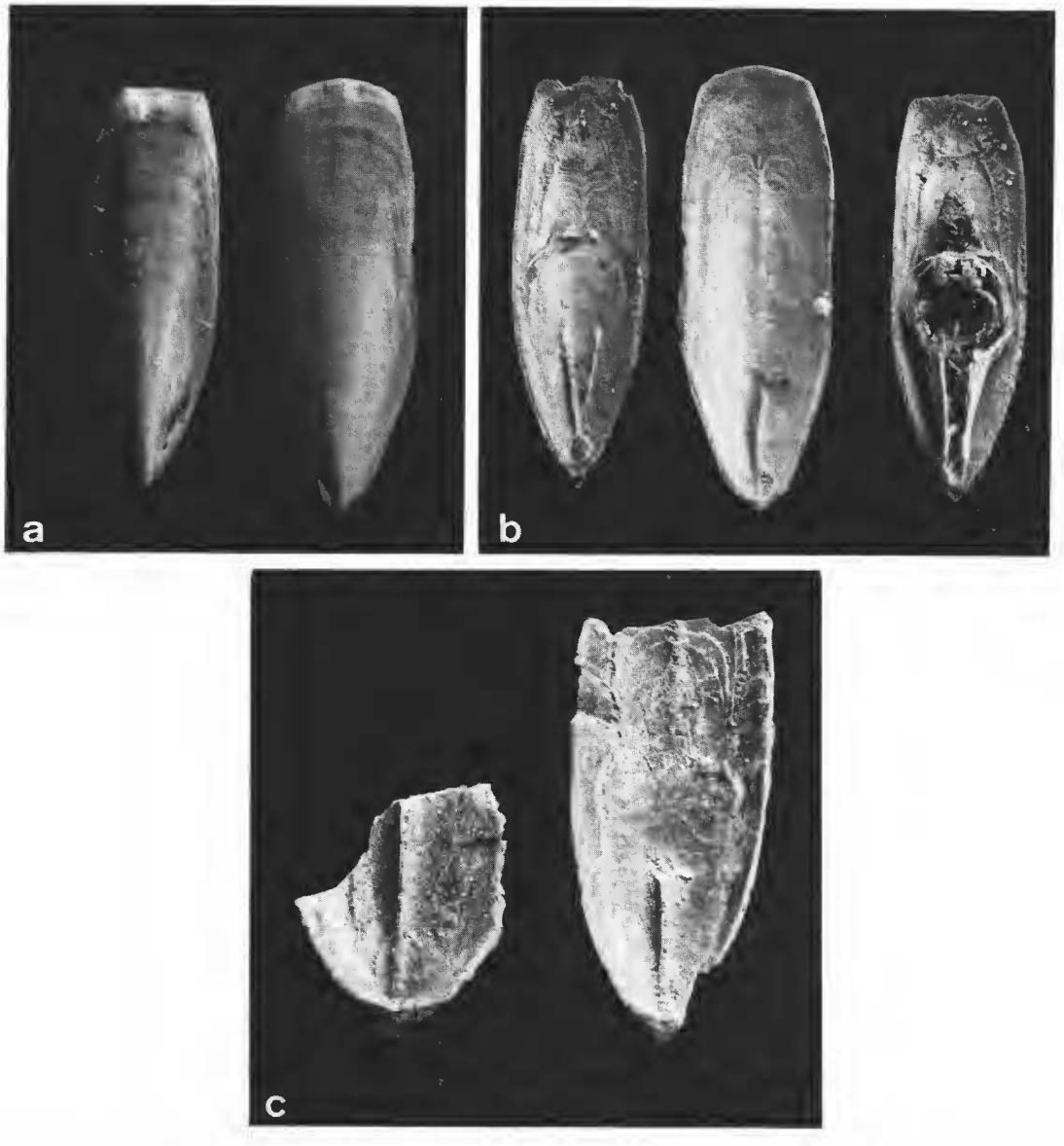

Fig. 8. — *Glottidia audebarti* (exemplaires séchés) : a, face externe d'une valve ventrale et d'une valve dorsale de deux individus différents (× 2) ; b, face interne des valves de a, et corps d'un individu, face ventrale, avec disposition des canaux du manteau de la face dorsale (× 2,2). — *Glottidia inexpectans :* c, face interne de deux valves dorsales (exemplaire fossile (× 2,2).

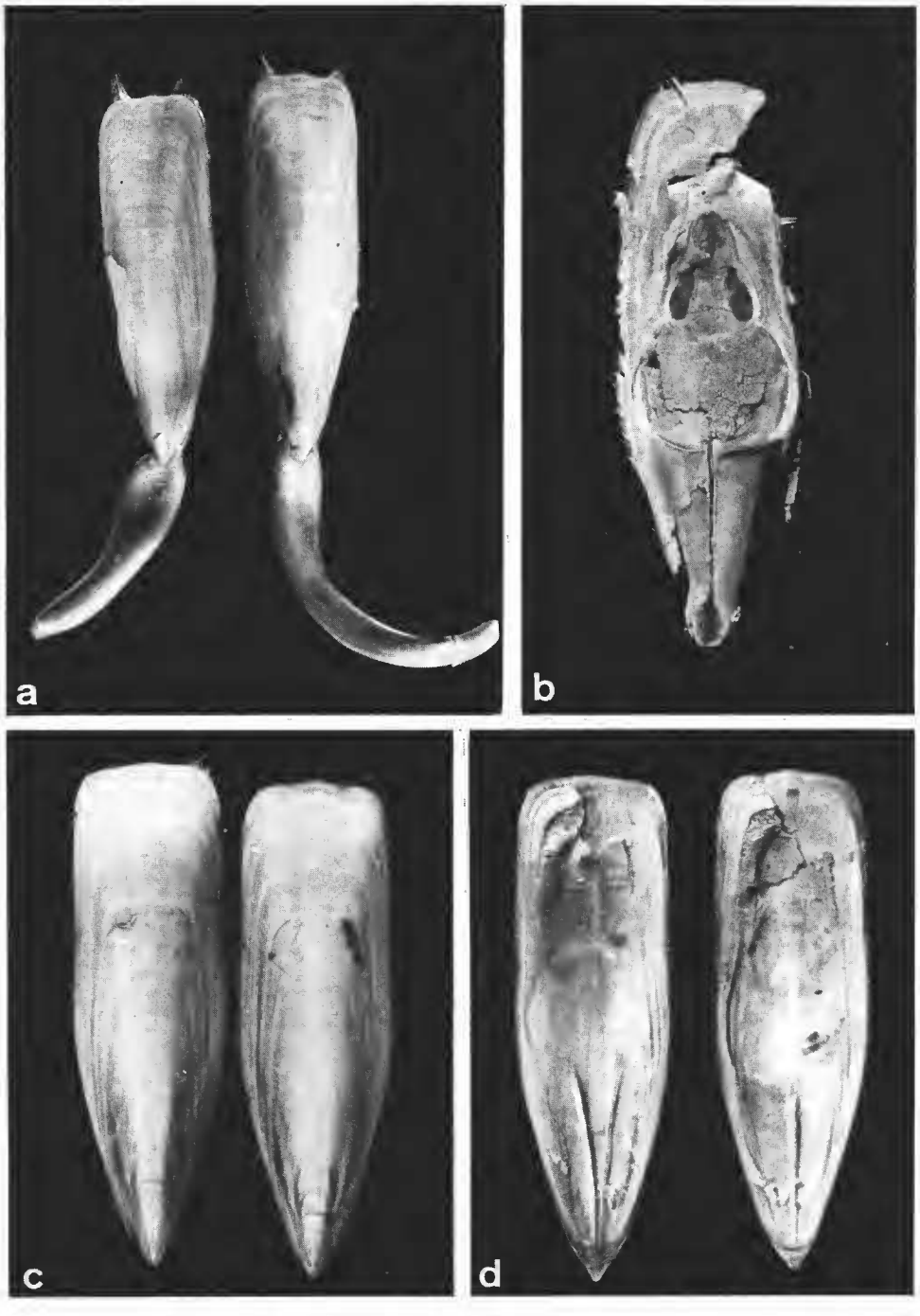

Fig. 9. — *Glottidia palmeri :* a, deux individus entiers (× 1,1) ; b, face dorsale du corps (× 1,7) ; c, face externe des valves dorsale et ventrale du même exemplaire (× 1,4) ; d, face interne des valves ventrale et dorsale du même exemplaire, avec disposition des septums (× 1,4).

Chuany (1964) rapproche également de cette dernière espèce l'espèce fossile du Miocène *Glottidia inexpectans* (fig. 8c).

Diagnose (fig. 4, 5, 9)

Coquille : De forme très allongée ; bords latéraux parallèles ; bord antérieur droit avec une légère pointe médiane ; stries d'accroissement bien marquées. Coloration blanchâtre à beige, plus soutenue le long des bords latéraux, certaines stries d'accroissement soulignées de blanc ou de beige. Régions umbonales très pointues : valve dorsale avec un long bec à profil oblique rectiligne ; bec de la valve ventrale en forme de rostre souligné par le profil ; sillon pédonculaire à stries d'accroissement bien visibles et continu avec la face interne de la valve. Septums très longs (tabl. II) ; ceux de la valve ventrale rapprochés, s'évasant légèrement antérieurement.

Disposition des muscles et des canaux : L'arrangement des muscles est très allongé. Les muscles obliques antérieurs (face dorsale) ont une forme circulaire et la ligne périmyale postérieure est perpendiculaire à l'insertion sur le septum médian. Sur la face ventrale, les muscles obliques internes antérieur et postérieur sont bien séparés et peu allongés ; l'insertion du muscle adducteur postérieur se fait sur le septum droit. Les canaux antérieurs principaux sont convexes sur la face dorsale et rectilignes à pointes convexes sur la face ventrale.

Pédoncule de couleur chair à beige.

5. **Glottidia semen** (Broderip, 1835)

Lingula semen : Broderip, 1835 : 144 ; Sowerby, 1846 : 338 ; Reeve, 1859 : pl. 2, fig. 6.
Glottidia ? semen : Dall, 1870 : 159 ; Dall, 1873 : 204.

Il s'agit de jeunes individus qu'il est actuellement impossible de rattacher à une des espèces décrites (Davidson, 1888). Aussi, ne citons-nous cette espèce que pour mémoire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Archbold, N. W., 1982. — *Lingula* (Lingulidae, Brachiopoda) from the late Artinskian (Permian), Carnarvon Basin, Western Australia. *Proc. R. Soc. Vict.*, **92** (1-2) : 169-180.

Beyer, H. G., 1886. — On the structure of *Lingula (Glottidia) pyramidata* Stim. (Dall). *Stud. biol. Lab. Hopkins Univ. Baltimore*, **3** (5) : 227-265.

Broderip, W. J., 1835. — Description of some new species of Cuvier's family of Brachiopoda. *Trans. zool. Soc. Lond.*, **1** : 141-144.

Brooks, W. K., 1878. — The development of *Lingula* and the systematic position of the Brachiopoda. *Scient. Res. Chesapeake Zool. Lab.*, **1** : 35-112.

Chuang, S. H., 1956. — The ciliary feedings mechanisms of *Lingula unguis* (L.) Brachiopoda. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **127** : 167-189.

— 1962. — Statistical study of variations in the shell of *Lingula unguis* (L.). *Vidensk. Meddr Dansk naturh. Foren.*, **124** : 199-215.

— 1964. — On *Glottidia inexpectans* Olsson. *J. Paleont.*, **38** (1) : 153-155.

Cooper, G. A., 1954. — Brachiopoda occuring in the Gulf of Mexico. *Fish. Bull. Calif.*, **89** (5) : 363-365.

— 1973. — Brachiopod (recent). *Mem. Hourglass Cruises*, **3** (3) : 1-17.

CULTER, J.-M., 1979. — A population study of the Inarticulate Brachiopod *Glottidia pyramidata* (Stimpson). M. D. Thesis, Univ. South Florida, Tampa, 53 p. (non publié).

DALL, W. H., 1870. — A revision of the Terebratulidae and Lingulidae, with remarks and descriptions of some recent forms. *Am. J. Conchol.*, **6** (1) : 88-168.

— 1871. — *Ibidem. Am. J. Conchol.*, **7** : 77.

— 1873. — Catalogue of the recent species of the class Brachiopoda. *Proc. Acad. nat. Sci., Philad.*, **1** : 177-204.

— 1921. — Annotated list of the recent Brachiopods in the collection of the U. S. National Museum, with descriptions of thirty-three new forms. *Proc. U. S. natn. Mus.*, **57** (2314) : 261-377.

DAVIDSON, T., 1888. — A monograph of recent Brachiopoda. Genus *Glottidia. Trans. Linn. Soc. Lond.*, **4** (3) : 221-230.

DESHAYES, A., 1836. — Animaux sans vertèbres. **7** : 390.

DÖRJES, J., 1972. — Marine macrobenthic communities of the Sapelo Island, Georgia region. *In* : Ecology of marine benthos. Ed. B. C. Coull. *Mar. Sci.*, **6** : 399-421. Univ. S. Carolina Press, Columbia.

EMIG, C. C., 1977. — Un nouvel embranchement : les Lophophorates. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **102** (4) : 341-344.

— 1981. — Observations sur l'écologie de *Lingula reevei* Davidson (Brachiopoda : Inarticulata). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **52** (1) : 47-61.

— 1982*a*. — Terrier et position des Lingules (Brachiopodes, Inarticulés). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **107** (2) : 185-194.

— 1982*b*. — Taxonomie du genre *Lingula* (Brachiopodes, Inarticulés). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **4**, sect. A, (3/4) : 337-367. (Voir errata ci-après.)

EMIG, C. C., J.-C. GALL, D. PAJAUD et J.-C. PLAZIAT, 1978. — Réflexions critiques sur l'écologie et la systématique des Lingules actuelles et fossiles. *Géobios.*, **11** (5) : 573-609.

HALL, J. R., et C. H. SALOMAN, 1975. — Distribution and abundance of macro-invertebrate species of six phyla in Tampa Bay, Florida, 1963-1964 and 1969. *Nat. Mar. Fish. Serv. Data Rep.* (NOAA), **100** : 1-505.

HAMMOND, L. S., et R. A. KENCHINGTON, 1978. — A biometric case for revision of the genus *Lingula* (Brachiopoda : Inarticulata) from Queensland, Australia. *J. Zool. London*, **184** : 53-62.

HARTMAN, O., 1955. — Quantitative survey of the benthos of San Pedro basin, southern California. Part I. Preliminary results. *Allan Hancock Pacif. Exped.*, **19** (1) : 1-185.

— 1956. — Contribution to a biological survey of Santa Monica Bay, California. Dept. Geology, Univ. S. Calif., 161 p.

HERTLEIN, L. G., 1966. — Pliocene fossils from Rancho el Refugion, Baja California, and Cerralvo Island, Mexico. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, (4), **30** : 265-284

HERTLEIN, L. G., et U. S. GRANT, 1944. — The coenozoic Brachiopoda of Western North America. *Univ. Calif. Los Angeles. Publ. Maths Phys. Sci.*, **3** : 1-236.

HERTLEIN, L. G., et U. S. GRANT, 1960. — The geology and paleontology of the marine pleistocene of San Diego, California. *Mem. S. Diego Soc. nat. Hist.*, **2** : 73-133.

HINDS, R. B., 1844. — The zoology of the Voyage of H. M. S. Sulphur under the command of Captain Sir E. Belcher during the years 1836-1842. *Mollusca* : 71, pl. 19.

JONES, G. F., et J. L. BARNARD, 1963. — The distribution and abundance of the Inarticulate Brachiopod *Glottidia albida* (Hinds) on the mainland shelf of Southern California. *Pacif. Nat.*, **4** (2) : 27-52.

KANAKOFF, G. P., et W. K. EMERSON, 1960. — Late Pleistocene invertebrates of the Newport Bay area, California. *Contr. Sci. Los Angeles Mus.*, **31** : 1-47.

KLIKUSHIN, V. G., 1973. — *Lingula* from Cenomanian deposits of the Crimean mountain region. *Paleont. Zh.*, **7** (2) : 126-128 (traduction du russe : *Paleont. J.*, **7** (2) : 242-244).

MACCRADY, J., 1860. — On the *Lingula pyramidata* described by Mr. W. Stimpson. *Am. J. Sci. Arts*, (2), **30** : 157-158.

MACKAY, S., et R. A. HEWITT, 1978. — Ultrastructure studies on the Brachiopod pedicle. *Lethaia*, **11** : 331-339.

MATTOX, N. T., 1955. — Observations on the Brachiopod communities near Santa Catalina Island. Essays in the Natural Sciences in honor of Captain Allan Hancock, Univ. S. California : 73-86.

MOORE, R. C., 1965. — Treatise on Invertebrate Paleontology, part H. Brachiopoda, vol. 1 : 1-521, Univ. of Kansas Press.

MORSE, E. S., 1873. — On the systematic position of the Brachiopoda. *Proc. Boston Soc. nat. Hist.*, **15** : 315-372.

— 1902. — Observations on living Brachiopoda. *Mem. Boston Soc. nat. Hist.*, **5** (8) : 313-386.

PAINE, R. T., 1962. — Ecological notes on a gymnophalline metacercaria from the brachiopod *Glottidia pyramidata*. *J. Parasit.*, **48** : 509.

— 1963. — Ecology of the Brachiopod *Glottidia pyramidata*. *Ecol. Monogr.*, **33** : 187-213.

— 1970. — The sediment occupied by recent lingulid brachiopods and some paleoecological implications. *Paleogeogr. Paleoclim. Paleoecol.*, **7** : 21-31.

PAJAUD, D., 1977. — Choix et hiérarchisation des caractères taxinomiques pour la reconnaissance des Lingules post-paléozoïques. *Geobios*, **10** (6) : 961-965.

PLAZIAT, J.-C., D. PAJAUD, C. C. EMIG et J.-C. GALL, 1978. — Environnement et distribution bathymétrique des Lingules. Conséquences dans les interprétations paléogéographiques. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **20** (3) : 309-314.

REEVE, L., 1859. — Monograph of *Lingula*. *Conch. Icon.*, **13**, pl. 2.

SIMON, J. L., et D. M. DAUER, 1972. — A quantitative evaluation of redtide induced mass mortalities of benthic invertebrates in Tampa Bay, Florida. *Envir. let.*, **3** (4) : 229-234.

SIMON, J. L., et D. M. DAUER, 1977. — Reestablishment of a benthic community following natural defaunation. *Mar. Sci.*, **6** : 139-154.

SOWERBY, G. B., 1846. — Monograph on the genus *Lingula*. *Thes. Conch.*, **1** (6-7) : 337-339.

STIMPSON, W., 1860. — A trip to Beaufort, N. Carolina. *Am. J. Sci., Arts*, **39** : 442-445.

THAYER, C. W., et H. M. STEELE-PETROVIC, 1975. — Burrowing in the lingulid brachiopod *Glottidia pyramidata* : its ecologic and paleoecologic significance. *Lethaia*, **8** : 209-221.

WILLIAMS, A., 1977. — Differentiation and growth of the brachiopod mantle. *Am. Zool.*, **17** : 107-120.

WILLIAMS, A., et S. MACKAY, 1979. — Differentiation of the Brachiopod Periostracum. *Paleontology*, **22** (4) : 721-736.

ERRATA

In C. C. EMIG, 1982*b*, remplacer concave par convexe aux endroits suivants : p. 353, Diagnose de *L. anatina*, 2e ligne ; p. 355, Diagnose de *L. rostrum*, 2e ligne ; p. 357, Diagnose de *L. reevei*, 2e ligne ; p. 360, Diagnose de *L. parva*, 1re ligne ; p. 362, Diagnose de *L. adamsi*, 1re ligne. P. 355, 6e ligne : remplacer postérieur par médian.